Труды Зоологического института РАН
Том 318, № 1, 2014, с. 3–11



УДК 591.5 (595.773.4)

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФОТОПЕРИОДА И ТЕРМОРИТМА В ИНДУКЦИИ ЛИЧИНОЧНОЙ ДИАПАУЗЫ СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ *CALLIPHORA VICINA* R.-D. (DIPTERA: CALLIPHORIDAE)

Е.Б. Виноградова и С.Я. Резник*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., д. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: reznik1952@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Лабораторные эксперименты были проведены с линией *Calliphora vicina,* происходящей от особей, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга. Самки развивались и созревали при 20 °С и длине дня 12 ч; их потомство развивалось при той же длине дня, но при разных температурных режимах. При 12 °С почти все личинки диапаузировали, при 15 °С диапаузировала примерно половина особей, а при 18 °С диапауза практически отсутствовала. Терморитм (чередование 12-часовых периодов с температурами 12 и 18 °С) индуцировал диапаузу примерно у трети особей, независимо от того, приходились ли низкотемпературные периоды на темные или на светлые фазы фотопериода. Таким образом, личинки *C. vicina* оказались исключением из правила, согласно которому ночная температура гораздо более важна для индукции диапаузы, чем дневная. Анализ данного и некоторых других известных исключений из этого правила позволяет предполагать, что они объясняются сочетанием очень сильной температурной реакции с очень слабой фотопериодической реакцией, делающим их взаимодействие пренебрежимо слабым.

Ключевые слова: диапауза, температура, терморитм, фотопериод, *Calliphora vicina*

INTERACTION OF PHOTOPERIOD AND THERMORHYTHM IN THE INDUCTION OF LARVAL DIAPAUSE IN THE BLOWFLY, *CALLIPHORA VICINA* R.-D. (DIPTERA: CALLIPHORIDAE)

E.B. Vinogradova and S.Ya. Reznik*

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb., 1, 199034, Saint Petersburg, Russia; e-mail: reznik1952@mail.ru

ABSTRACT

Laboratory experiments were conducted with a strain of *Calliphora vicina* originated from individuals collected in the environs of St. Petersburg, Russia. Females developed and were kept at 20 °C under short day length of 12 h, their progeny developed at the same photoperiod but at different temperature regimes. At 12 °C most of the larvae entered diapause, at 15 °C about 50 % of the larvae diapaused, and at 18 °C diapause was not observed. Thermorhythm (alternation of 12-h-long periods with temperatures of 12 and 18 °C) induced diapause in approximately a third of individuals, regardless of whether the low temperature coincided with the dark or with the light phases of the photoperiod. Thus, the larval diapause of *C. vicina* represents an exception to the rule stating that the role of the night temperature in the diapause induction is much more important than that of the day temperature. The analysis of this and some other known exceptions to the above rule suggests that they can be explained by a combination of a very strong thermal and a very weak photoperiodic response which makes their interaction negligible.

Key words: diapause, temperature, thermorhythm, photoperiod, *Calliphora vicina*

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

Хорошо известно, что температура и длина светового дня – основные абиотические сигнальные факторы, регулирующие у насекомых сезонное чередование активного развития и диапаузы. В природе не только освещенность, но и температура подвержена суточным ритмам, а специальные лабораторные эксперименты выявили сложные взаимодействия между фотопериодом и терморитмом. В частности, у многих исследованных видов насекомых был обнаружен синергизм действия низкой температуры и короткого светового дня – двух факторов, индуцирующих факультативную зимнюю диапаузу. При этом решающую роль обычно играет «ночная» температура (т.е. температура во время темной фазы суточного свето-темнового цикла), а «дневная» температура слабо влияет на тенденцию к диапаузе (Данилевский [Danilevski] 1961; Тыщенко [Tyshchenko] 1977; Заславский [Zaslavski] 1984; Tauber et al. 1986; Saunders et al. 2002; Саулич и Волкович [Saulich and Volkovich] 2004). Однако эта закономерность отнюдь не универсальна, причем выявление причин специфики взаимодействия фотопериода, температуры и других факторов, индуцирующих или предотвращающих диапаузу, до сих пор остается одной из нерешенных проблем современной энтомологии (Nylin 2013).

Объект нашего исследования, синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) – факультативно синантропный вид, обычный как в естественных, так и в антропогенных экосистемах. Благодаря относительной легкости разведения каллифора широко используется в качестве модельного объекта для экофизиологических исследований. У *C. vicina* обнаружены два типа факультативной зимней диапаузы: личиночная и имагинальная (Vinogradova and Zinovjeva 1972; Виноградова [Vinogradova] 1976, 1984; Vaz Nunes and Saunders 1989; Nesin et al. 1995; Несин и Черныш [Nesin and Chernysh] 1999; Saunders 2000; Виноградова и Резник [Vinogradova and Reznik] 2002; Saunders et al. 2002). Личиночная диапауза у *C. vicina* возможна только на стадии личинки III возраста, закончившей питание; главная роль в индукции этого типа диапаузы принадлежит температуре, действующей на личинку, и фотопериодическим условиям развития самок предшествующего поколения, а прямое влияние фотопериода на самих личинок незначительно. Например, в предшествующих экспериментах с санкт-петербургской популяцией каллифоры постоянная температура 17 °C индуцировала диапаузу у единичных личинок, 15 °C – примерно у половины, а 12 °C и ниже – практически у всех особей (Виноградова [Vinogradova] 1991). Заметим, что эти и все другие предшествующие лабораторные опыты были проведены с использованием постоянных температур. Впрочем, недавние полевые исследования (Виноградова и Резник [Vinogradova and Reznik] 2013) показали, что доля особей, диапаузирующих в условиях естественного терморитма, близка к таковой, наблюдающейся в лаборатории при соответствующей (средней для данного терморитма) постоянной температуре. В природе сезонные изменения дневных и ночных температур скоррелированы, и на основании наблюдений, проведенных в естественных условиях, трудно ответить на вопрос об относительной важности дневной и ночной температуры для регуляции диапаузы, поэтому мы провели специальное лабораторное исследование, посвященное взаимодействию фотопериода и терморитма в индукции личиночной диапаузы у *C. vicina*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опыты были проведены в термостатированных камерах лаборатории экспериментальной энтомологии ЗИН с линией *C. vicina*, происходящей от мух, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга в 2010 г. Материнское поколение развивалось при температуре 20 °C и длине дня 12 ч; вылетающих имаго содержали при тех же условиях в газовых садках размером 25 × 15 × 25 см; они регулярно получали воду, сахар и мясо (свиные почки). Групповые яйцекладки, получаемые с интервалом в несколько дней, вместе с куском мяса, на который они были отложены, помещали в стеклянные контейнеры емкостью 0.5 л с влажными опилками. Сразу же после выхода личинок первого возраста дочернего поколения их случайным образом распределяли по 5 контейнерам (также с мясом на влажных опилках) и содержали в 5 различных фототермических режимах. Длина дня (12 ч) во всех режимах была одинакова, различия состояли в температуре. В опытах были использованы три постоянные температуры (12, 15 и 18 °C) и два терморитма. В обоих терморитмах происходило чередование темпера-

тур 12 и 18 °С, попеременно поддерживаемых на протяжении 12 ч, но в «естественном» терморитме (в дальнейшем он обозначается как С18 / Т12) криофаза (период низкой температуры) совпадала со скотофазой (темным периодом свето-темнового цикла), а в «инвертированном» терморитме (в дальнейшем он обозначается как С12 / Т18) криофаза приходилась на фотофазу (светлый период). Переход от одной температуры к другой занимал около часа, переключение света происходило примерно на середине периода смены температуры. Личинок кормили свиными почками, корм добавляли по мере необходимости. После завершения периода питания личинок переносили в контейнеры с чистыми влажными опилками, содержали при тех же температурных режимах и на протяжении 120 дней с момента выхода личинок из яиц периодически (каждые 2–3 дня) подсчитывали число образовавшихся пупариев и погибших личинок. После завершения этого периода подсчитывали число оставшихся живых личинок и на этом опыт прекращали.

В общей сложности в 5 фототермических режимах исследовано развитие 27 когорт (групп личинок, вышедших из одной яйцекладки), что составило в общей сложности 7734 особи (не менее 100 – на когорту, не менее 1000 – на режим). Чтобы избежать псевдорепликаций, в качестве единицы обработки использовали не особь, а когорту. Для каждой когорты определяли число личинок, не образовавших пупария на протяжении 120 дней, число погибших личинок, динамику пупариации по 20-дневным интервалам и медиану времени образования пупария (отсчет времени во всех случаях вели с момента выхода личинок из яиц). Так как распределение этих показателей не было нормальным, для статистической обработки результатов применяли непараметрический критерий Краскела–Уоллиса, а в качестве описательной статистики – медиану и разброс (минимум и максимум).

Сокращения учреждений. ЗИН (ZIN) – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно на Рис. 1, все температурные режимы, использованные в опыте, были более или менее пригодны для развития *C. vicina*. Смертность личинок не превышала 10–15%, однако достоверно ($P = 0.007$ по критерию Краскела–Уоллиса) зависела от режима: она была минимальной среди личинок, развивавшихся при постоянной температуре 18 °С и максимальной при терморитмах. При этом различия между двумя терморитмами, равно как и различия между терморитмами и постоянной температурой 15 °С, были недостоверными ($P > 0.05$).

Динамика пупариации, судя по совокупности данных, относящихся ко всем температурным режимам, была неравномерной (Рис. 2). Большая часть личинок развивалась без диапаузы и образовала пупарии на протяжении 40 дней после начала опыта. Остальные особи диапаузировали, и время их пупариации зависело от длительности диапаузы: слабо выраженный пик наблюдался через 3–4 месяца, а около 10% особей не образовали пупарии и к концу опыта (через 120 дней после выхода из яйца). Такой характер пупариации, очевидно, свидетельствует о разной интенсивности диапаузы, завершавшейся спонтанно в разные сроки у разных особей. Соотношение трех основных фракций личинок (развивавшихся активно, с относительно менее интенсивной и с относительно более интенсивной диапаузой) с высокой достоверностью ($P < 0.001$) зависело от температурного режима: при 18 °С практически все личинки развивались без диапаузы, а при 12 °С доля активно развивавшихся особей не превышала нескольких процентов, причем у трети личинок диапауза длилась более 120 дней (Рис. 3). Что же касается постоянной температуры 15 °С и двух терморитмов, анализ данных по этим трем режимам не выявил достоверных различий ($P > 0.05$), а сравнение двух терморитмов выявило слабо достоверные ($P = 0.045$) различия только по доле особей с длительной диапаузой.

Альтернативным способом оценки частоты и длительности диапаузы было определение медианы времени пупариации (особей, не образовавших пупарий до завершения опыта, при этом в расчет не принимали). Статистический анализ этих данных также выявил высокую ($P < 0.001$) достоверность влияния температурного режима, однако и при этом методе представления результатов существенно различались варианты с постоянными температурами 12 и 18 °С (Рис. 4), а обработка данных по остальным трем температурным режимам, равно как и попарное сравнение двух терморитмов, не выявили достоверных различий ($P > 0.05$).

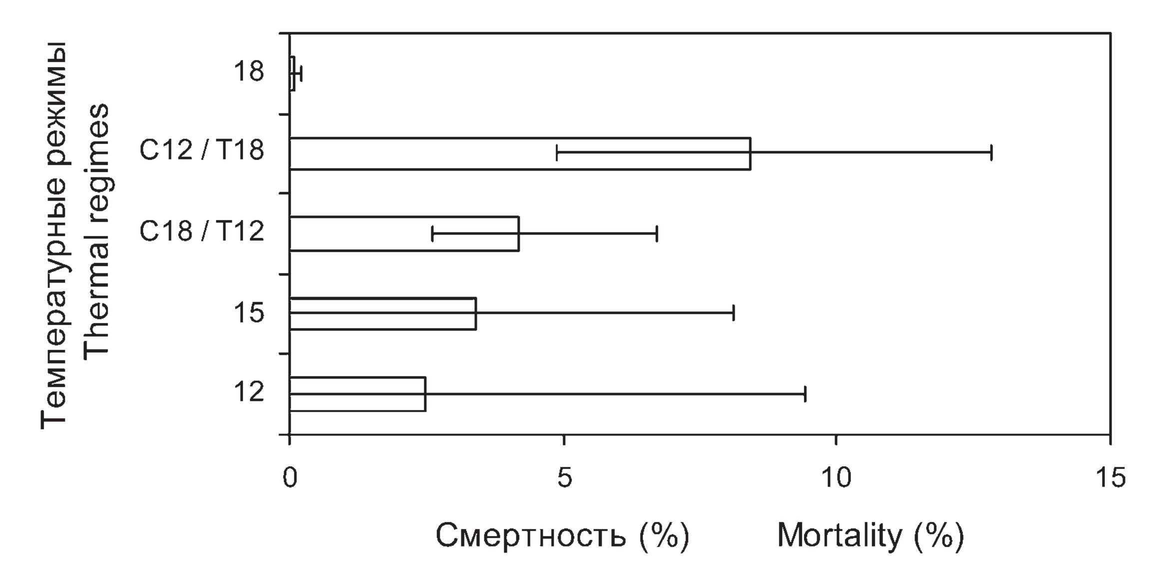


Рис. 1. Смертность личинок *Calliphora vicina* при разных температурных режимах. Температурные режимы: 12, 15 и 18 – развитие при соответствующей постоянной температуре (°C); C12 / T18 – 12 °C во время светлой фазы фотопериода и 18 °C в темноте; C18 / T12 – 18 °C во время светлой фазы фотопериода и 12 °C в темноте. Фотопериод (12 ч света / 12 ч темноты) при всех температурных режимах был одинаков. Для каждого режима представлены медиана, минимум и максимум процентных долей, определенных для 5–6 когорт личинок (более 100 особей в каждой когорте).

Fig. 1. Larval mortality of *Calliphora vicina* under different thermal regimes. Thermal regimes: 12, 15 and 18 – development at corresponding constant temperature (°C), C12 / T18 – 12 °C during the light phase of the photoperiod and 18 °C in the dark, C18 / T12 – 18 °C during the light phase of the photoperiod and 12 °C in the dark. Photoperiod (12 h light / 12 h dark) was the same in all thermal regimes. For each regime, median and range of the percentages calculated for 5–6 cohorts are shown; each cohort included more than 100 larvae.

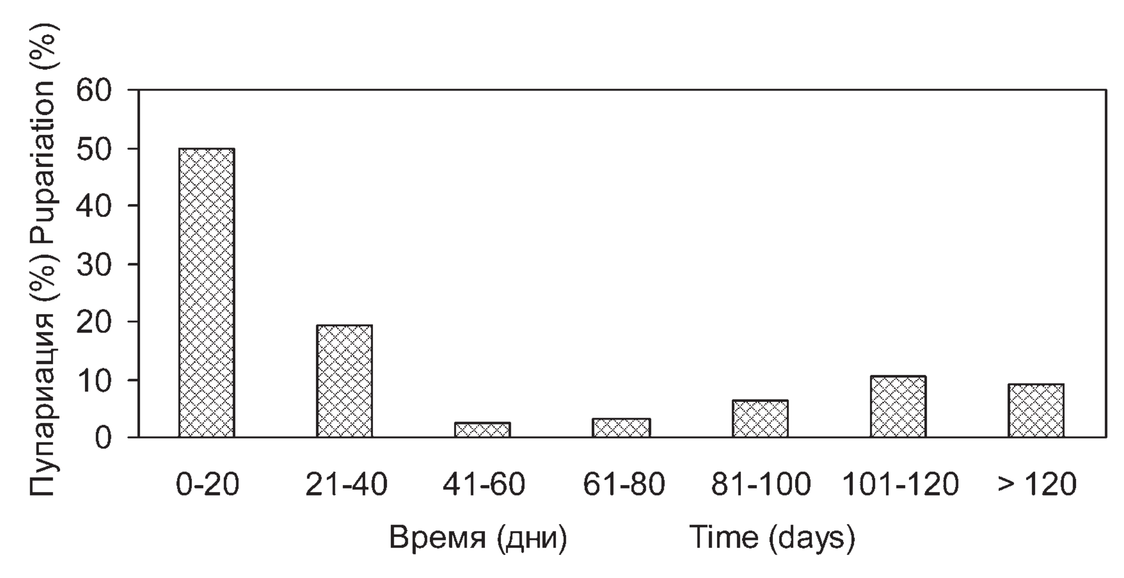


Рис. 2. Динамика пупариации *Calliphora vicina* (совокупные данные всех температурных режимов). Приведены процентные доли особей (n = 7734), образовавших пупарии на протяжении соответствующих 20-дневных промежутков (отсчет времени производили с момента выхода личинки из яйца). Последний столбец относится к личинкам, не образовавшим пупарии до конца опыта (через 120 дней).

Fig. 2. The dynamics of pupariation of *Calliphora vicina* (pooled data of all thermal regimes). The percentages of individuals (n = 7734) pupariated during the corresponding 20 day periods of time are shown (time was measured from the moment of larval eclosion). The last bar indicates the proportion of larvae that had not pupariated by the end of the experiment (within 120 days).

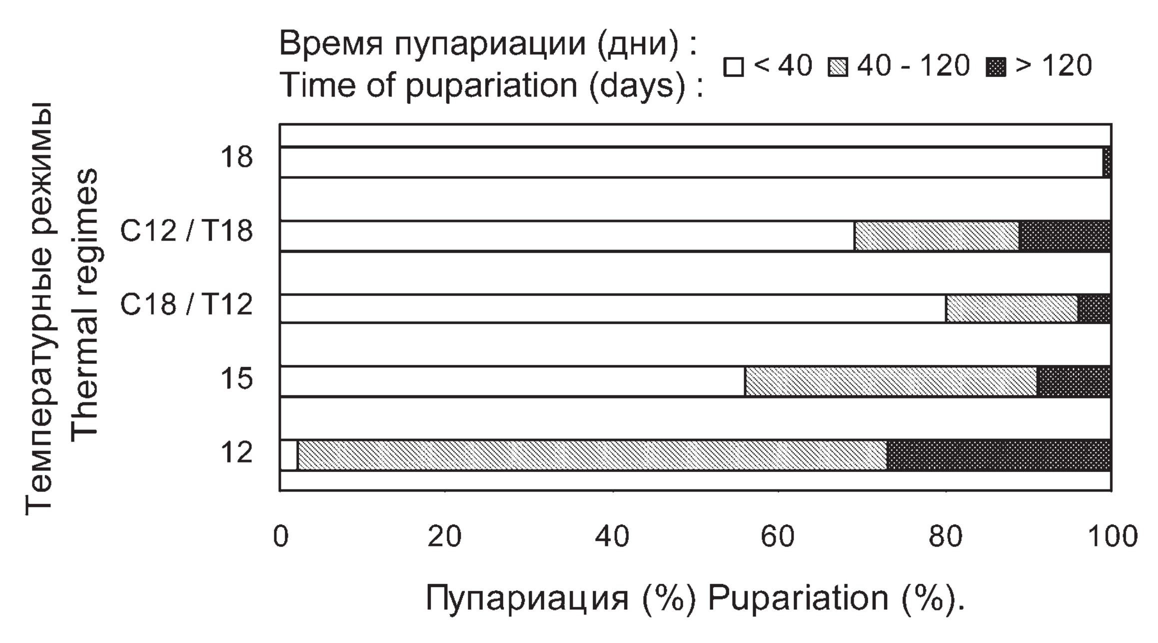


Рис. 3. Динамика пупариации личинок *Calliphora vicina*, развивавшихся при разных температурных режимах. Приведены процентные доли особей, образовавших пупарии на протяжении первых 40 дней опыта (< 40), с 40 по 120-й день (40–120) и не образовавших пупарии к 120 дню опыта (> 120). Обозначения температурных режимов – как на рис. 1.

Fig. 3. The dynamics of pupariation of *Calliphora vicina* larvae developed at different thermal regimes. The percentages of individuals that pupariated during the first 40 days of the experiment (< 40), that pupariated between days 40 and 120 (40–120), and that had not pupariated by the end of the experiment within 120 days (> 120). The thermal regimes as in Fig. 1.

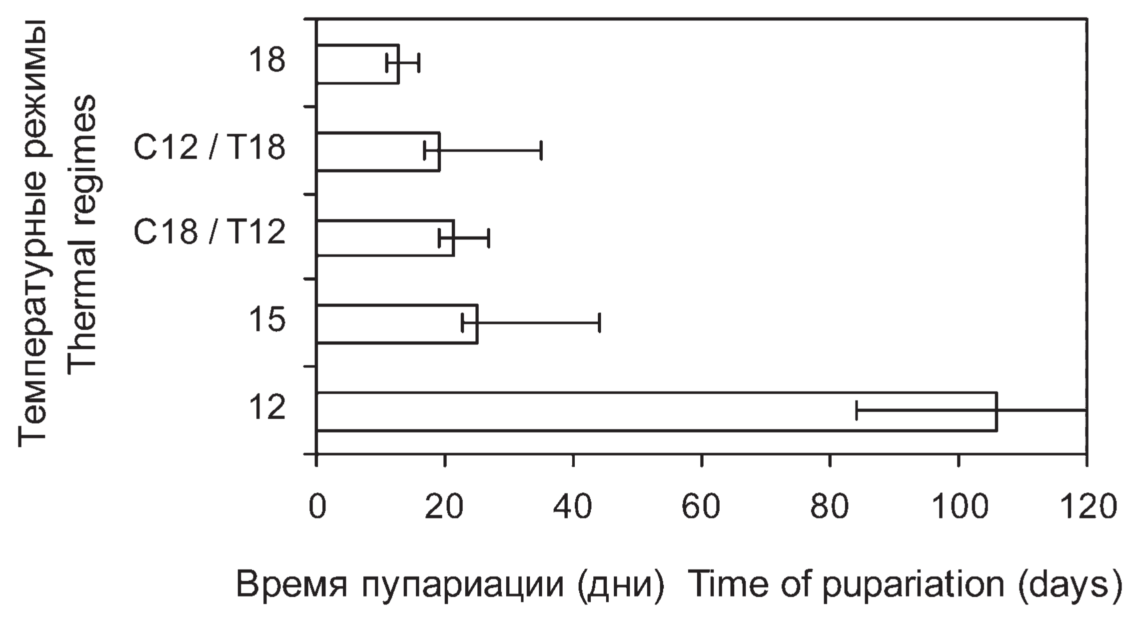


Рис. 4. Медианы времени пупариации личинок *Calliphora vicina*, развивавшихся при разных температурных режимах. Для каждого режима представлены медиана, минимум и максимум, определенные для медиан 5–6 когорт (более 100 личинок в каждой когорте). Обозначения температурных режимов – как на рис. 1.

Fig. 4. The median time of pupariation of *Calliphora vicina* larvae developed at different thermal regimes. For each regime, median and ranges calculated for medians of 5–6 cohorts are shown (each cohort included more than 100 larvae). The thermal regimes are as in Fig. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение особенностей взаимодействия фотопериода и терморитма в их совместном влиянии на индукцию диапаузы проводится на протяжении более чем 50 лет. Как уже упоминалось, обобщение результатов первых исследований (Данилевский [Danilevski] 1961; Горышин и Козлова [Goryshin and Kozlova] 1967; Тыщенко [Tyshchenko] 1977) показало, что тенденция к диапаузе зависит прежде всего (или даже исключительно) от температуры во время темной фазы фотопериода. Эта особенность может быть связана как со спецификой физиологических механизмов фотопериодической реакции, так и с тем, что в условиях умеренного климата ночная температура надежнее, чем дневная, позволяет отличить лето от весны и осени. Дальнейшие исследования (Beck 1983; Saunders et al. 2002; Саулич и Волкович [Saulich and Volkovich] 2004) подтвердили эту закономерность на примере многих видов насекомых, но вместе с тем выявили и ряд исключений, детальное исследование которых показало, что для индукции диапаузы важна не только ночная, но и дневная температура, точнее, важно соотношение дневной и ночной температур, а не их абсолютные значения (Заславский [Zaslavski] 1984; Nunes 1998). Так, например, у божьей коровки *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae), у перепончатокрылого паразитоида *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae) и у кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera, Crambidae) высокая температура во время скотофазы снижает, а во время фотофазы увеличивает долю диапаузирующих особей (Заславский [Zaslavski] 1974; Зиновьева [Zinojeva] 1976; Beck 1987). У одних насекомых терморитмы (при сравнении с соответствующими средними постоянными температурами) увеличивают долю диапаузирующих особей (Numata et al. 1993; Eizaguirre et al. 1994; Kalushkov et al. 2001; Mironidis and Savopoulou-Soultani 2012), у других – уменьшают (Волкович и др. [Volkovich et al.] 1990; Volkovich and Blumental 1997; Musolin et al. 2001; Кипятков и Лопатина [Kipyatkov and Lopatina] 2009), а у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera, Pentatomidae) природные и близкие к ним терморитмы «сглаживают» фотопериодическую реакцию: доля диапаузирующих особей немного уменьшается в коротком и увеличивается в длинном дне (Горышин и др. [Goryshin et al.] 1988). Заметим, что эти и другие индуцирующие или ингибирующие диапаузу эффекты терморитмов проявляются, как правило, только если температура варьирует в определенных, оптимальных для развития данного вида насекомого пределах.

Как видно из этого краткого обзора, в целом наши экспериментальные данные согласуются с результатами предшествующих исследований: при терморитмах 12 / 18 °C, не выходящих за пределы толерантности (смертность была невысокой во всех температурных режимах), доля диапаузирующих особей была лишь немного (статистически не достоверно) ниже, чем при соответствующей средней постоянной температуре 15 °C. Весьма необычным, однако, является отсутствие разницы между «нормальным» и «инвертированным» терморитмами, т.е. между режимами, в которых период высокой температуры приходился на светлую и на темную фазы фотопериода. Возвращаясь к относительной важности «дневных» и «ночных» температур, заметим, что исключения из правила о доминирующей роли ночной температуры нередко связаны с особенностями экологии исследуемых видов. Так, например, куколочная диапауза тропических видов мух зависит от температуры во время фотофазы сильнее, чем от температуры во время скотофазы, так как в тропиках, в отличие от зоны умеренного климата, сезонные изменения дневной температуры сильнее, чем ночной (Denlinger 1979). Доля диапаузирующих имаго листоеда *Colaphellus bowringi* Baly (Coleoptera, Chrysomelidae), обитающего в условиях субтропического климата, также зависит от дневной температуры сильнее, чем от ночной, но фототермические реакции этого вида вообще весьма необычны: диапауза индуцируется длинным днем и низкой температурой, что, скорее всего, связано с наличием в его жизненном цикле не только зимней, но и летней диапаузы (Wang et al. 2004). Впрочем, совка *Sesamia nonagrioides* (Lefébvre) (Lepidoptera, Noctuidae) – вид с типично длиннодневной реакцией, порог которой, как у большинства длиннодневных видов, снижается с ростом температуры, но и в данном случае терморитм (по сравнению с соответствующими средними температурами) резко увеличивает тенденцию к диапаузе независимо от соотношения фаз температурного и свето-темнового циклов

(Eizaguirre et al. 1994). И, наконец, доля диапаузирующих предкуколок *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) детерминируется средней температурой во время развития эмбрионов и личинок практически независимо от наличия терморитма и его соотношения с фотопериодическим циклом (Reznik et al. 2008). Последний пример, судя по имеющимся данным, наиболее близок к исследованному нами случаю. У каллифор, как и у трихограмм, доля диапаузирующих личинок зависит от температуры, но практически не зависит от длины дня во время их развития, зато ярко выражено материнское влияние: доля диапаузирующего потомства зависит от фотопериодических условий развития самок (Виноградова [Vinogradova]] 1984, 1991; Резник и др. [Reznik et al.] 2011). Заславский [Zaslavski] (1984) упоминал именно трихограмму и каллифору как два примера полного доминирования температурной реакции над фотопериодической.

Наличие (или отсутствие) реакции на какой-либо фактор среды определяется, во-первых, физиологическим механизмом, делающим реакцию в принципе возможной и, во-вторых, особенностями биологии данного вида, делающими реакцию адаптивной. Все предложенные к настоящему времени модели механизмов регуляции диапаузы насекомых (Данилевский [Danilevski] 1961; Тыщенко [Tyshchenko] 1977; Заславский [Zaslavski] 1984; Saunders et al. 2002; Denlinger 2002; Denlinger et al. 2012) рассматривают тесное взаимодействие фотопериодической и температурной реакций как универсальную физиологическую основу зависимости эффекта терморитма от его соотношения с фотопериодом, а естественная сезонная и суточная динамика температуры в условиях умеренного и субтропического климата таковы, что ночная температура является более надежным критерием для определения времени года. Именно поэтому, как уже упоминалось, у большинства исследованных видов насекомых доля диапаузирующих особей в большей степени зависит от температуры во время темной, чем во время светлой фазы фотопериода. Подавляющее большинство перечисленных выше исключений из этого правила можно объяснить либо спецификой биологии вида (Denlinger 1979; Wang et al. 2004), либо, как у каллифор и трихограмм, отсутствием физиологических предпосылок: вероятно, слабая выраженность собственной фотопериодической реакции личинок (Виноградова [Vinogradova] 1984, 1991; Резник [Reznik] 2011; Резник и др. [Reznik et al.] 2011) делает незначительным и ее взаимодействие с гораздо более сильной температурной реакцией.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны О.И. Спириной за помощь в проведении экспериментов. Работа осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

ЛИТЕРАТУРА

Beck S.D. 1983. Insect thermoperiodism. *Annual Review of Entomology*, **28**: 91–108.

Beck S.D. 1987. Thermoperiod-photoperiod interactions in the determination of diapause in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Insect Physiology*, **33**(10): 707–712.

Danilevski A.S. 1961. Photoperiodism and seasonal development of insects. Leningrad State University. Leningrad, 243 p. [In Russian].

Denlinger D.L. 1979. Pupal diapause in tropical flesh flies: environmental and endocrine regulation, metabolic rate and genetic selection. *Biological Bulletin,* **156**(1): 31–46.

Denlinger D.L. 2002. Regulation of diapause. *Annual Review of Entomology,* **47**: 93–122.

Denlinger D.L., Yocum G.D. and Rinehart J.P. 2012. Hormonal control of diapause. In: L.I. Gilbert (Ed.). Insect endocrinology, Elsevier, Amsterdam: 430–463.

Eizaguirre M., Lopez C., Asin L. and Albajes R. 1994. Thermoperiodism, photoperiodism and sensitive stage in the diapause induction of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, **40**(2): 113–119.

Gangavalli R.R. and Aliniazee M.T. 1985. Diapause induction in the oblique-banded leafroller *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae): role of photoperiod and temperature. *Journal of Insect Physiology,* **31**(10): 831–835.

Goryshin N.I. and Kozlova R.N. 1967. Thermoperiodism as a factor in the development of insects. *Zhurnal Obshei Biologii*, **28**(3): 278–288. [In Russian].

Goryshin N.I., Volkovich T.A., Saulich A.Kh., Vagner M. and Borisenko I.A. 1988. The role of temperature and photoperiod in the control of development and diapause of the predatory bug *Podisus maculiventris* (Hemiptera, Pentatomidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **67**(8): 1149–1161. [In Russian].

Kalushkov P., Hodkova M., Nedvěd O. and Hodek I. 2001. Effect of thermoperiod on diapause intensity in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera Pyrrhocoridae). *Journal of Insect Physiology*, **47**(1): 55–61.

Kipyatkov V.E. and Lopatina E.B. 2009. Temperature and photoperiodic control of diapause induction in the ant *Lepisiota semenovi* (Hymenoptera, Formicidae) from Turkmenistan. *Zhurnal Evolyutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*, **45**(2): 190–195. [In Russian].

Mironidis G.K. and Savopoulou-Soultani M. 2012. Effects of constant and changing temperature conditions on diapause induction in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bulletin of Entomological Research*, **102**(2): 139–147.

Musolin D.L., Numata H. and Saulich A.H. 2001. Timing of diapause induction outside the natural distribution range of a species: an outdoor experiment with the bean bug *Riptortus clavatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **100**(2): 211–219.

Nesin A.P. and Chernysh S.I. 1999. Temperature regulation of diapause induction in the larvae of *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). *Vestnik SPbGU Ser. 3*, **2**: 17–22. [In Russian].

Nesin A.P., Symonenko N.P., Numata H. and Chernysh S.I. 1995. Effects of photoperiod and parental age on the maternal induction of larval diapause in the blowfly *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae). *Applied Entomology and Zoology*, **30**(2): 351–356.

Numata H., Saulich A.H. and Volkovich T.A. 1993. Photoperiodic responses of the linden bug, *Pyrrhocoris apterus*, under conditions of constant temperature and under thermoperiodic conditions. *Zoological Science,* **10**(3): 521–527.

Nunes M.V. 1998. Thermoperiodic responses in insects and mites simulated with the double circadian oscillator clock. *Journal of Biological Rhythms,* **13**(6): 461–470.

Nylin S. 2013. Induction of diapause and seasonal morphs in butterflies and other insects: knowns, unknowns and the challenge of integration. *Physiological Entomology* **38**(2): 96–104.

Reznik S.Ya. 2011. Ecological and evolutionary aspects of photothermal regulation of diapause in *Trichogramma*. *Zhurnal Evoliutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*, **47**(6): 434–443. [In Russian].

Reznik S.Ya., Vaghina N.P. and Voinovich N.D. 2008. Diapause induction in *Trichogramma embryophagum* Htg. (Hymenoptera, Trichogrammatidae): the dynamics of thermosensitivity. *Journal of Applied Entomology*, **132**(6): 502–509.

Reznik S.Ya., Vaghina N.P. and Voinovich N.D. 2011. On the direct influence of photoperiod on diapause in *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **90**(5): 568–572. [In Russian].

Saulich A.H. and Volkovich T.A. 2004. Ecology of insect photoperiodism. SPb, SPbGU, 275 p. [In Russian].

Saunders D.S. 2000. Larval diapause duration and fat metabolism in three geographical strains of the blowfly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology*, **46**(4): 509–517.

Saunders D.S., Steel C.G.H., Vafopoulou X. and Lewis R.D. 2002. Insect clocks. Elsevier, Amsterdam, 560 p.

Tauber M.J., Tauber C.A. and Masaki S. 1986. Seasonal adaptations of insects. Oxford University Press, New York, 412 p.

Tyshchenko V.P. 1977. Physiology of insect photoperiodism. Nauka, Leningrad, 156 p. [In Russian].

Vaz Nunes M. and Saunders D.S. 1989. The effect of larval temperature and photoperiod on the incidence of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). *Physiological Entomology*, **14**(4): 471–474.

Vinogradova E.B. 1976. The effect of changes of the photoperiodic regime during the life of adult blow flies *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae), on the induction of larval diapause in their progeny. *Entomologicheskoe Obozrenie*, **55**(4): 790–799. [In Russian].

Vinogradova E.B. 1984. Blow fly *Calliphora vicina* as a model object for physiological and ecological investigations. Nauka, Leningrad, 272 p. [In Russian].

Vinogradova E.B. 1991. Diapause of flies and its regulation. Nauka, Leningrad, 254 p. [In Russian].

Vinogradova E.B. and Reznik S.Ya. 2002. Influence of a single (stepwise) change in photoperiod and female age on larval diapause in the blowfly *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **81**(4): 785–794. [In Russian].

Vinogradova E.B. and Reznik S.Ya. 2013. Induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) under field and laboratory conditions. *Entomologicheskoe Obozrenie*, **92**(2): 225–233. [In Russian].

Vinogradova E.B. and Zinovjeva K.B. 1972. Maternal induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina*. *Journal of Insect Physiology*, **18**(12): 2401–2409.

Volkovich T.A. and Blumental N.A. 1997. Photo-thermoperiodic responses in some species of lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): Their role in diapause induction. *European Journal of Entomology*, **94**(4): 435–452.

Volkovich T.A., Koleshnichenko L.I. and Saulich A.Kh. 1990. The role of thermal rhythms in the development of *Perillus bioculatus* (Hemiptera, Pentatomidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **69**(6): 70–81. [In Russian].

Wang X.P., Xue F.S., Ge F., Zhou C.A. and You L.S. 2004. Effects of thermoperiods on diapause induction in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Physiological Entomology*, **29**(5): 419–425.

Zaslavski V.A. 1974. The principles of photoperiodic control of arthropod development. *Zhurnal Obshei Biologii,* **35**(5): 717–736. [In Russian].

Zaslavski V.A. 1984. Photoperiodic and temperature control of insect development. Nauka, Leningrad, 180 p. [In Russian].

Zinovjeva K.B. 1976. Role of photo- and thermorhythms in diapause induction in *Alysia manducator* Panz. (Hymenoptera, Braconidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **55**(3): 517–524. [In Russian].

Представлена 8 ноября 2013; принята 5 февраля 2014.